©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die angestellten Untersuchungen ergaben demnach, daß im Torton von Enzesfeld die Beschädigungen der Gastropodenschalen in der Hauptsache auf Paguriden zurückzuführen sind. Die Gastropoden waren Beutetiere dieser Crustaceenfamilie.

IV. Lebensspuren von Krebsen an fossilen Scaphopodenschalen

A. F. Tauber (Wien)

Die Scaphopoden führen ohne Ausnahme eine grabende Lebensweise und sind daher lebensräumlich an die nährstoffreichen marinen Schlick- und Feinsandböden gebunden[1]. Um so sonderbarer erscheint es, daß jede größere Aufsammlung fossiler Scaphopoden an zahlreichen Schalen, ja oft an der Mehrzahl der Exemplare, schwere Bruchbeschädigungen in der Oralgegend aufweist (Abb. 7, Fig. 1—10). Daß diese Beschädigungen nicht bei der Bergung aus tonig-mergeligem Gestein entstanden, wird u. a. am besten dadurch klar, daß die meisten dieser Schalenausbrüche regeneriert wurden, also an lebenden Tieren erfolgt sein müssen, welche die verletzten Schalen wieder ausbesserten. Auch lehrt ein Blick in eine Sammlung rezenter Scaphopodenschalen das gleiche. Solche Schalenausbrüche wären an Fels- und Blockstränden oder in den Schotterfeldern der Brandungszone wegen der dort sehr bedeutenden Materialbewegung ohne weiteres zu erwarten; im Lebensraum der Scaphopoden aber, der sich durch schlammig-feinsandige Fazies als zu den marinen Stillwasserböden gehörig ausweist, erscheinen sie befremdlich.

Ich habe, um die Frage, ob diese Schalenausbrüche rein mechanisch durch Schlag oder Druck von seiten wasserbewegter Körper entstehen können, zu lösen, Untersuchungen über die Schalenfestigkeit angestellt. Besonders gut erhaltene 6,5 bis 7,5 cm lange Exemplare von *Dentalium* (*Fissidentalium*) *bouei* Desh. und

---

[1] Die in gröberkörnigen Strandsedimenten häufigen Dentalium-ähnlichen Schalen tubikoler Anneliden (*Ditrupa*), die früher von vielen Autoren irrtümlich als Scaphopoden betrachtet wurden und zu denen u. a. auch das „*Dentalium incurvum*" aus dem Torton des Wiener Beckens gehört, bleibt hier selbstverständlich außer Betracht.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

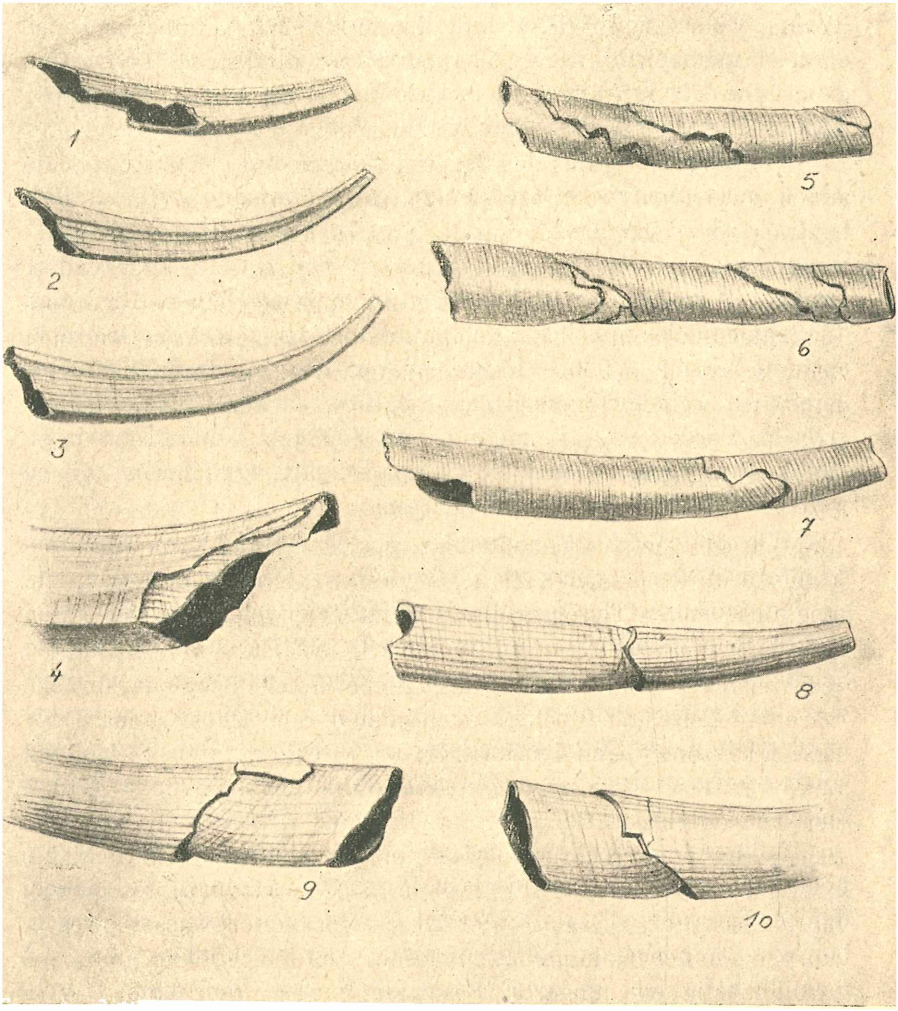

Abb. 7. Verheilte und unverheilte Oralrandausbrüche an Scaphopodenschalen aus dem Torton des Wiener Beckens.

1—3 *Entalina tetragona* Brocc., Baden, Pleurotomenton, 6×; **4** *Entalina tetragona* Brocc., Baden, Pleurotomenton, 12×; **5** *Dentalium* (*Laevidentalium*) *jani* Hoern., Lissitz, Mergel, 4,5×; **6** *Dentalium* (*Laevidentalium*) *jani* Hoern., Steinabrunn, Mergel, 4,5×; **7** *Dentalium* (*Laevidentalium*) *jani* Hoern., Rudelsdorf, Mergel, 4,5×; **8** *Dentalium* (*Fissidentalium*) *badense* Partsch, Forchtenau, Mehlsande, nat. Gr.; **9, 10** *Dentalium* (*Fissidentalium*) *badense* Partsch, Vöslau, Pleurotomentone, 1,5×.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Dentalium (*Fissidentalium*) *badense* Partsch aus den tortonischen Tonen von Vöslau und Baden bei Wien, bei denen die erhalten gebliebene Transparenz der Schale verriet, daß keine diagenetische Strukturänderung stattgefunden hatte, wurden unter Anwendung einer Federwaage bis zum Bruch belastet.

Die Druckfestigkeit der Scaphopodenschalen gegen einen von außen wirkenden Druck erwies sich als sehr erheblich. Der dünne Oralrand der Schale von nur 0,3 mm Dicke brach erst bei Anwendung von 5 bis 5,3 kg von außen her einseitig wirkenden Druckes. Von der Oralöffnung weg nimmt in proximaler Richtung die Schalendicke zunächst rasch zu und beträgt 1 cm vom Oralrand entfernt bereits 0,7 bis 1 mm. Waren die Mundrandausbrüche bereits so weit fortgeschritten, daß diese dickere Schalenregion erreicht worden war, so mußten von außen wirkende, einseitige Drucke zwischen 20 und 25 kg angewandt werden, um einen weiteren Schalenausbruch zu erzeugen.

Wie die Dicke der gebrochenen Schalenränder an rezenten Großformen der Scaphopoden (*Dentalium*, *Fissidentalium*) zeigt, greifen die Ausbrüche vom Mundrand her vielfach bis zu den 1 mm dicken Schalenteilen vor (vgl. Abb. 7, Fig. 8—10). Um solche Schalenausbrüche auf mechanischem Wege zu erklären, müßten wir also kräftige Schläge gegen die Schalen, die einen Druck von mindestens 5 bis 20 kg erzeugten, voraussetzen. Zur Erzeugung solcher Aufpralldrucke sind aber bestimmte Bewegungsgeschwindigkeiten notwendig.

Außer Frage steht zunächst, daß diese Schalenausbrüche, wenn überhaupt auf rein mechanischem Wege, so nur durch Aufprallen der bewegten Schalen an anderen Körpern oder aber passiv durch bewegte aufprallende Körper erzeugt werden können. Experimentell habe ich an zwei Exemplaren von *Dentalium* (*Fissidentalium*) *badense* Partsch eine Mindestgeschwindigkeit von 60 und 65 cm/sec. zur Erzeugung von oralrandnahen Ausbrüchen für notwendig befunden[2]. Mindestens gleich große Wassergeschwindig-

[2] Im Experiment wurde eine Dentaliumschale in nachgiebiger Unterlage (Plastilinkuchen) befestigt und die zweite Schale mit steigernder Geschwindigkeit gegen die feste Schale bewegt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

keiten wären also die Voraussetzung für das mechanische Zustandekommen der Schalenausbrüche. Nun werden aber nach Untersuchungen von Pratje, Stiny, Correns u. a. bei Wasserströmungsgeschwindigkeiten von 60 bis 65 cm/sec. bereits Kiese von 1,0 bis 1,5 cm Durchmesser transportiert; wären also die Ausbrüche an Scaphopodenschalen rein mechanischer Entstehung, so müßten wir die beschädigten Exemplare ausschließlich in Grobsanden, Strandkiesen, Schottern und ähnlichen grobkörnigen Sedimenten finden. Tatsächlich treten aber auch die angebrochenen Scaphopodenschalen nur in feinkörnigen Gesteinen, in Tonen, Mergeln und Mehlsanden auf, deren Korngrößenzusammensetzung in statu nascendi eine Wasserströmung von über 0,3 cm/sec. ausschließen läßt. Mit dieser Erkenntnis darf die Möglichkeit einer rein mechanischen, durch die Wirkung von Seegang und Strömung bedingten Entstehung der Ausbrüche an Scaphopodenschalen außerhalb weiterer Diskussion gestellt werden.

Eine eingehende Betrachtung der Schalenausbrüche ergibt indessen neue Gesichtspunkte für die Beurteilung ihrer Herkunft und Entstehung. An allen in der Natur vorgefundenen Schalenausbruchflächen lassen sich Partien zeigen, die in der in Abb. 8, Fig. 3, 4, dargestellten Weise gegen außen stark abgedacht sind. Die Winkel, die die Bruchflächen mit der zur Oro-Analachse senkrechten Fläche einschließen, bewegen sich dabei meist zwischen 0° und 60° (Abb. 8, Fig. 5) und erreichen ausnahmsweise sogar 75°. Jene Brüche aber, die bei den erwähnten Druckfestigkeitsexperimenten (bei denen die Scaphopodenschalen durch einseitigen Druck von außen her bis zum Bruch belastet wurden) entstanden, setzen in allen ihren Teilen senkrecht oder nahezu senkrecht durch die Schale. Die Abdachung dieser künstlichen Bruchflächen nach außen überschritt nie 10° (Abb. 8, Fig. 6—9). Da die Eigenschaften der Bruchfläche vom festigkeitsmechanischen Standpunkt aus als Ausdruck jener Spannungsverhältnisse, die zum Bruche führten, betrachtet werden müssen, war aus dieser Verschiedenheit der Bruchflächen zu schließen, daß die künstlichen Spannungsbedingungen den natürlichen nicht entsprachen.

Den natürlichen Bruchflächen in Lage und Beschaffenheit voll-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

kommen gleichende konnten jedoch dadurch erzielt werden, daß ich den bis zum Schalenbruch gesteigerten Druck vom Schaleninnern her gegen außen wirken ließ. Abb. 8 stellt in den Fig. 1 und 2 zwei auf diese Weise künstlich erzeugte Bruchflächen zwei natürlichen und regenerierten in Fig. 3 und 4 zum Vergleich gegenüber. Die Gleichheit der Bruchanlage beweist, daß in Experiment und Natur gleichartige Spannungszustände herrschten. Gleichzeitig war ein weiteres Argument gegen eine rein mechanische Entstehung der Schalenausbrüche gewonnen, weil wohl nicht gut angenommen werden kann, daß an strömungs- und seegangbewegten Scaphopodenschalen eine Schlagwirkung vom Schaleninnern her gegen außen einzutreten vermag.

Da auch diese Versuche unter allmählicher Drucksteigerung mittels einer Federwaage durchgeführt wurden, konnten die für die Druckbelastung notwendigen Drucke bestimmt werden. Es ist bekannt, daß die Zugfestigkeit der Gesteine etwa 10- bis 20mal geringer ist als ihre Druckfestigkeit. Ähnliches gilt auch von den Scaphopodenschalen. Für die dünnen Oralränder der Schale von etwa 0,3 mm Dicke wurden an 6,5 bis 7,5 cm langen Exemplaren von *Dentalium* (*Fissidentalium*) *bouei* Desh. und *Dentalium* (*Fissidentalium*) *badense* Partsch Drucke von 1,0 bis 2,5 kg benötigt, für die Zerbrechung der 0,7 bis 1 mm dicken Schalenregion solche von 8 bis 9,5 kg; Drucke also, die im Mittel unter der Hälfte der zur Schalenzerbrechung von außen her notwendigen liegen.

Mit diesen Befunden war durch die Ausschließung einer rein mechanischen Entstehung der Schalenausbrüche nicht nur deren Erklärung eindeutig in den biologischen Sektor verwiesen worden, sondern zugleich eine Reihe von Anhaltspunkten zur Ermittlung des Erzeugers der Schalenausbrüche gegeben.

Aus dem Kreise derjenigen Tiere, die Molluskenschalen zum Zwecke des Nahrungserwerbes beschädigen, scheiden zunächst jene mit bohrender und ätzender Tätigkeit aus. Unter den verbleibenden dürfen alle jene, die durch Druckwirkung von außen her die Schalen zu zerbrechen suchen: durophage Fische[3], Murex (zwischen Deckel

[3] Auch einige andere Raubfische (Kabeljau, Anarrhichas) scheinen kleinere Scaphopoden zu verzehren, doch werden hiebei die Schalen von außen her zerdrückt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

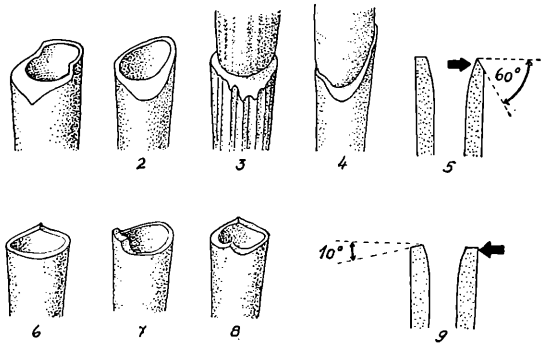

Abb. 8. Bilder von künstlichen und natürlichen Bruchflächen an Scaphopodenschalen (etwas schematisiert).
1, 2 künstlich, durch Druck vom Schaleninnern nach außen erzeugte Schalenausbrüche (starke Abdachung der Bruchfläche!); 3, 4 natürliche, verheilte Schalenausbrüche an Dentalien, 3 *Dentalium* (*Fissidentalium*) *badense* Partsch, Badener Pleurotomenton, 4 *Dentalium* (*Fissidentalium*) *bouei* Desh., Badener Pleurotomenton (starke Abdachung der Bruchflächen!); 5 Abdachung der Bruchflächen beim Schalenbruch durch Druckwirkung vom Schaleninnern her gegen außen (Schalenlängsschnitt); 6—8 künstlich, durch Druck von außen her erzeugte Schalenausbrüche (geringe oder fehlende Abdachung der Bruchfläche!); 9 schwache oder fehlende Abdachung der Bruchflächen bei Schalenbruch durch Druck von außen her (Schalenlängsschnitt).

und Schalenrand), außer acht bleiben. So bleiben von allen schalenzerbrechenden Organismen nur noch die Krebse in engerem Betracht. Dies wird besonders deutlich, wenn man sich die in Abb. 7, Fig. 5—7, dargestellten Exemplare von *Dentalium* (*Laevidentalium*) *jani* Hoern. betrachtet. Die halbrund-kerbenartige Zähnelung der Bruchränder erweckt unbedingt die Vorstellung, daß hier eine Brechzange am Werke war.

Zugleich beobachtet man an den meisten der in Abb. 7 dargestellten Schalen, daß die Ventralränder der Scaphopodenröhren in der Regel viel tiefer aufgebrochen wurden als die Dorsalränder, so daß der Bruchrand der Schale dorsal vorgezogen erscheint (vgl. besonders Abb. 7, Fig. 1, 4, 5, 6, 7). Dies kommt daher, daß bei sehr vielen Scaphopoden die dorsalen (konkaven) Schalenpartien verstärkt sind. In ganz besonderem Maße trifft dies u. a. auch für *Entalina tetragona* Brocc. und *Dentalium* (*Laevidentalium*) *jani* Hoern. zu, wie dies die Querschnittsbilder in Abb. 9, Fig. 1 und 2, beweisen. Beim Versuch, die Dentaliumröhre aufzubrechen, findet

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

daher der Krebs in der Ventralregion der Schale den geringsten Widerstand, woraus sich der schließlich resultierende Verlauf des Bruchrandes ohne weiteres verstehen läßt. Bei Scaphopoden, denen eine derartige Verstärkung der dorsalen Schalenpartien nahezu oder gänzlich fehlt (hier bestehen erhebliche individuelle Verschiedenheiten!), liegen daher die Bruchränder auch mehr oder minder normal zur Oro-Analachse.

Die Frage, welche Krebse für die Angriffe auf die Scaphopoden verantwortlich zu machen sind, kann in allgemeiner Form nur insoweit beantwortet werden, als daß wir zwei Forderungen an ihre Eigenschaften und Ökologie erfüllt sehen müssen: Die Krebse müssen auch im Lebensraum der Scaphopoden, also in der Ton- und Schlick-Fazies, heimisch sein und, soweit es sich um Schalenausbrüche an großen, dickschaligen Scaphopoden handelt, entsprechend starke und für die besondere, oben dargelegte Scherentechnik (Druck vom Schaleninnern her nach außen) mechanisch geeignet konstruierte Knackscheren besitzen. Diese Forderungen werden aber so gut wie an allen Meeren von einer meist größeren Zahl von Krustern erfüllt und eine allgemeine gültige Antwort ist daher in präzisierter Form nicht zu geben.

Aus der mechanischen Analyse der Bruchformen an Scaphopodenschalen haben wir weiter oben (S. 304) erschlossen, daß die Brüche durch Druckwirkung am Schalenrand vom Schaleninnern her nach außen erfolgen. Diese Scherentechnik ist bei den Krebsen nicht allgemein verbreitet. Viele Krebse bewältigen nämlich ihre hartschaligen Beutetiere durch Eindrücken der Schalen von außen her. Wir haben also zwei verschiedene auf die Zerbrechung von Hartteilen der Beutetiere berechnete Scherentechniken zu unterscheiden. Je nach der zur Anwendung gelangenden Scherentechnik ist der Druckspannungszustand in der zu zerbrechenden Schale ein anderer. Da diese differenten Spannungszustände mittels der Knackschere hergestellt werden müssen, läßt sich erwarten, daß die Knackscheren dieser Verschiedenheit der funktionellen Anforderung entsprechend verschiedene zweckmäßige Gestaltungen aufweisen, so daß wir aus der Knackscherenform auf die Scheren-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

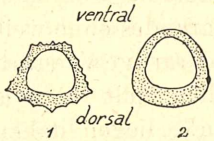

Abb. 9.
Schalenquerschnitte von Scaphopodenschalen mit dorsalen Schalenverdickungen.
1 *Entalina tetragona* Brocc., Baden, Pleurotomenton, 4×; 2 *Dentalium* (*Laevidentalium*) *jani* Hoern., Baden, Pleurotomenton, 4×.

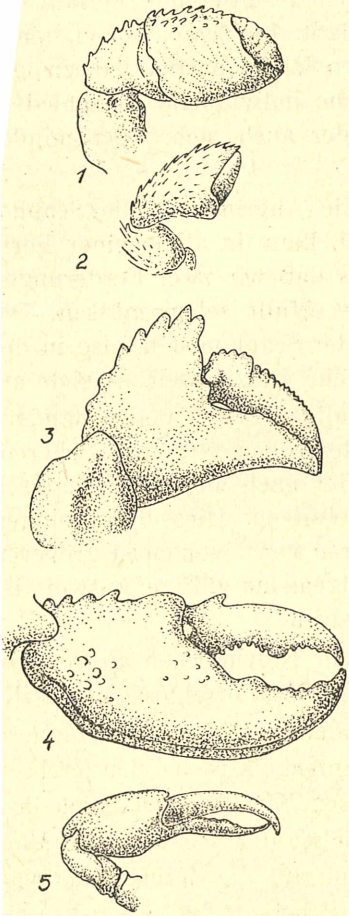

Abb. 10.
Knackscherentypen von Krebsen.
1 Blitzzangentyp: *Pagurus prideauxi*, Mittelmeer; 2 Blitzzangentyp: *Porcellana platycheles*, Nordsee; 3 intermediärer Typ: *Calappa granulata*, Adria; 4 Beißzangentyp: *Homerus vulgaris*, Mittelmeer; 5 Übergang zum Greifzangentyp: *Gelasimus sp.*, Nordsee.

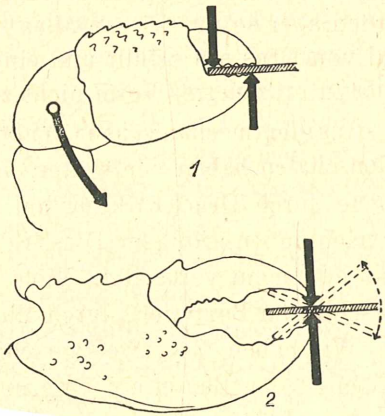

Abb. 11.
Funktion einer Knackschere vom Blitzzangentyp (1) und vom Beißzangentyp (2) beim Versuch, einen Schalenrand auszubrechen. Die Pfeile bedeuten Kräfte- und Bewegungsrichtungen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

technik schließen und damit den Kreis der für die Schalenausbrüche verantwortlich zu machenden Krebse weiter einengen können.

Unter den Knackscheren der Krebse können wir drei verschiedene Typen unterscheiden, die wohl in den einzelnen Krebsfamilien mehr oder weniger häufig sind, aber in allen Familien wiederkehren; dies ist wohl auch der Grund, warum ihnen von seiten der Systematiker bisher wenig Beachtung geschenkt wurde.

Die Abb. 10 führt die drei Typen in den Fig. 1—5 vor. Der eine Typus (Fig. 1, 2) ist durch Plumpheit ausgezeichnet. Einem mächtigen Propodus, der bei manchen hoch spezialisierten Arten nahezu kreislinsenförmige Gestalt annehmen kann[4], steht ein kleiner, plumper und kurzer Dactylus gegenüber. Die Scherenbißfläche beider Scherenteile ist sehr klein und mit minutiösen Zähnchen besetzt. Die Bißfläche des Propodus ist eben oder leicht konvex gekrümmt, die des Dactylus artikuliert vollkommen mit der des Propodus, so daß kein Lumen zwischen beiden Scherenteilen frei bleibt; die Bißfläche des Dactylus ist daher ebenfalls gerade oder sogar leicht konvex gekrümmt. Die Öffnungsfähigkeit der Schere ist gering und gestattet nicht, Gegenstände größerer Dicke in die geöffnete Schere einzuführen. Es leuchtet ein, daß trotz der zweifellos großen Muskelkraft, die im mächtigen Propodus vereinigt ist, eine Zerbrechung großer Schalen mittels dieser Schere durch einmaligen Druck nicht erreicht werden kann, da eine größere Schnecke, Muschel oder Scaphopodenschale wegen der geringen Öffnungsfähigkeit der Schere ganz einfach nicht zwischen Propodus und Dactylus eingebracht werden kann.

Der Mechanismus dieser Scherenkonstruktion spricht auch für eine ganz andere Funktionstechnik: die geringe Öffnungsfähigkeit der Schere und ihre Kürze lassen es zunächst als sicher erscheinen, daß nur der Schalenrand der Beutetiere von ihr erfaßt werden kann. Dies hat bei Gastropoden (besonders bei deckellosen) und Scaphopoden keinerlei Schwierigkeiten, dürfte hingegen bei dickgebauchten Muscheln nur an bestimmten Stellen (Byssus-, Siphonalausschnitt)

[4] Dies ist bei Paguriden (*Pylopagurus alexandri* A. M.-E., *P. erosus* A. M.-E. und *P. boletifer* A. M.-E.) aus dem mexikanischen Golf, die A. Milne-Edwards und Bouvier 1885—1893 beschrieben haben, der Fall.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

möglich sein. Nun besitzt das Material der Molluskenschalen eine gewaltige Druckfestigkeit, welche die vieler Gesteine erheblich übertrifft, und an ein Zermalmen der erfaßten Schalenpartien zwischen den Scherenbacken ist daher gar nicht zu denken. Hingegen gelingt es nur mit geringem Kraftaufwand, durch eine Drehbewegung des Endopodit ein mehr oder minder halbrundes Stückchen des Schalenrandes auszubrechen. Die Abb. 11, Fig. 1, zeigt die dabei wirksamen Kräfte. Die ganze Wirkungsweise und die äußere Gestaltung dieses Scherentyps ähnelt in außerordentlich hohem Maße den von den Installateuren verwendeten „Blitzzangen". Ich bezeichne diese Knackschere daher als Blitzzangentyp. Der Vorgang des Schalenausbrechens gestaltet sich mechanisch günstig, wenn die Drehbewegung so ausgeführt wird, daß das ausbrechende Schalenstückchen an der Gewölbewirkung der Schale nicht teilnehmen kann, also vom Schaleninnern her nach außen hin erfolgt, weil dann, je nach der Krümmung der Schale, der zum Bruch notwendige Druck viel geringer ist, wie die vorstehenden Experimente an Scaphopodenschalen erwiesen haben.

Die dabei entstehende verhältnismäßig geringe Schalenbeschädigung muß durch wiederholtes gleichartiges Ausbrechen der Schale des Beutetieres wettgemacht werden. Dies würde genau jener Scherentechnik entsprechen, die auf Grund der Befunde an den ausgebrochenen Oralrändern der Scaphopodenschalen vorauszusetzen ist.

Allerdings waren diese Zusammenhänge durch rein mechanische Überlegungen gewonnen; wie aber die Untersuchungen von A. Papp zeigen, geht das Ausbrechen der Gastropodenschalen (mit Scaphopodenschalen wurden keine Versuche vorgenommen) durch Einsiedlerkrebse genau in der von mir theoretisch erschlossenen Weise vor sich. Durch wiederholtes Ansetzen der Knackschere in der gleichen Schalenregion erreicht dabei der Krebs vom Mundrande her ein schlitzartiges Aufbrechen der Schale, welches so weit fortgesetzt wird, bis das tief ins Gehäuse zurückgezogene Beutetier von ihm gefaßt werden kann (Näheres vgl. A. Papp, dieses Heft, Seite 282 f.).

Funktionsphysiologisch ganz anders verhält sich der zweite

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Knackscherentyp der Crustaceen. Es ist jener Typ, der vom Hummer her allgemein bekannt ist; sowohl in der Gestalt als auch funktionell zeigt sich eine erhebliche Ähnlichkeit mit einer Beißzange (Abb. 10, Fig. 4). Ich bezeichne diesen Typ daher als Beißzangentyp. Der Propodus ist ebenfalls mächtig entwickelt, aber sein Scherenfortsatz ist lang und gekrümmt; in kräftigen Angeln sitzt ein langer gekrümmter Dactylus. Die Beißflächen beider Scherenteile sind oft mit großen Zähnen besetzt, konkav gekrümmt und lassen ein großes Lumen zwischen einander frei. Dactylus- und Propodusbeißfläche berühren sich bei geschlossener Schere nur an der äußersten Spitze. Die Öffnungsmöglichkeit dieser Schere ist groß und ermöglicht infolge des weiten Lumens die Aufnahme großer Schnecken und Muscheln, deren Schalen zwischen den Zangenteilen eingedrückt werden können. Dies ist eine ganz andere Scherentechnik, als wir sie beim Blitzzangentyp kennen lernten. Stellen wir uns die Frage, ob nicht etwa auch ein Krebs dieses Scherentyps einen Schalenausbruch von „innen nach außen", so wie er an den Scaphopodenschalen zur Beobachtung gelangt, herzustellen vermag, so gibt uns die Abb. 11, Fig. 2, die Antwort. Sie zeigt eine Schere vom Beißzangentyp, die den Schalenrand eines Beutetieres — gleich ob Muschel, Schnecke oder Scaphopode — gefaßt hat. Daß ein Zermalmen der Schale am Druckpunkt nicht in Frage kommen kann, haben wir bereits weiter oben festgestellt; aber auch mit einer Drehbewegung des Endopodit ist hier nichts zu erreichen, da die Schere nur in einem Punkte (und nicht flächenhaft wie beim Blitzzangentyp) festgehalten wird und daher die Schere, bzw. die Schale um diesen Punkt im weiten Umfang drehbar bleibt, so daß auch dann kein Schalenausbruch erzeugt werden kann, wenn das erbeutete Tier mit der Zwickschere festgehalten wird. Dem Besitzer des Beißzangentyps bleibt somit gar keine andere Wahl, als das Beutetier in seiner ganzen Größe zwischen seine Knackschere zu nehmen und so die Schale einzudrücken. Krebse mit Knackscheren vom Beißzangentyp kommen also nach diesen Befunden als Scaphopodenjäger nicht in Betracht.

Nun sind natürlich, wie nicht anders zu erwarten, diese zwei Knackscherentypen nicht scharf voneinander getrennt und es gibt

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

alle denkbaren Übergänge von einem zum andern Typ. In Abb. 10, Fig. 3, ist eine solche Schere von intermediärer Stellung (*Calappa granulata* L.) festgehalten. Der Gesamthabitus ist etwa der einer Beißzangenschere, aber die Scherenteile artikulieren hier fast vollständig miteinander; das sonst so bezeichnende weite Lumen dieses Typs ist daher bis auf einen minimalen Spalt am proximalen Ende des Dactylus reduziert (Abb. 10, Fig. 3). Der Träger dieser Schere ist ohne Zweifel fähig, die Schale eines Beutetieres flächenhaft zu fassen und daher Schalenausbrüche zu bewerkstelligen, die den vom Blitzzangentyp hergestellten vollkommen gleichen. Anderseits ist die Öffnungsfähigkeit der Schere so groß, daß auch mittelgroße Muscheln und Schnecken durch Eindrücken der Schale bewältigt werden können.

Vom Beißzangentyp finden sich auf der anderen Seite alle Übergänge zum Greifzangentyp, der in den graziösen Scherenapparaten der Thaumatocheliden seine höchste Vollendung erreicht. Als Beispiel einer Schere, die den Übergang vom Beißzangen- zum Greifzangentyp darstellt, ist in Abb. 10, Fig. 5, die Knackschere einer Winkerkrabbe festgehalten. Sie taugt bestenfalls noch zum Zerdrücken dünnschaliger Mollusken und wird bereits meist die Funktion eines Greifapparates haben.

Es gibt neben einer Reihe von Scherentypen, die sich gut in dieses Schema einfügen, eine Anzahl von selteneren, aberranten und hochspezialisierten Scherenformen, denen, so außerordentlich interessant sie auch sein mögen, hier keine Darstellung gewidmet werden kann, da sie für die vorliegende Untersuchung ohne wesentliche Bedeutung sind[5]. Hingegen muß hier auf die Bedeutung scherenloser Krebse hingewiesen werden. L. Walther hat in Neapel umfassende Untersuchungen mit dem scherenlosen *Palinurus vulgaris* unternommen und erbrachte den Beweis, daß selbst kleine Exemplare dieser Art von nur 12 bis 18 cm Länge ohne Schwierigkeiten Cardien, Donaciden und Mactren von 1 bis 1,5 cm Schalendurchmesser knacken und in Bruchschill verwandeln können

[5] Eine zusammenfassende Veröffentlichung über die paläobiologische Bedeutung der Krebsscherenformen habe ich vorgesehen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(Walther 1910). Wie sich dieser Vorgang im einzelnen vollzieht, ist jedoch nicht bekannt.

Fassen wir die Ergebnisse dieser Untersuchungen kurz zusammen, so stellen wir fest, daß nur jene Krebse als Scaphopodenjäger in Betracht zu ziehen sind, die entweder Träger einer Knackschere vom Blitzzangentyp oder einer zwischen Blitzzangen- und Beißzangentyp vermittelnden Knackscherenform sind.

Wir wollen uns nun den Decapoden des Wiener Tortons zuwenden und die eben herausgearbeiteten Kriterien auf sie zur Anwendung bringen.

Von den Anomuren kommt nur *Pterochilus priscus* (Brocc.) Glaess., ein Paguride, gelegentlich, wenn auch selten, auf Schlammböden vor (z. B. im sandigen Tegel von Pöls bei Wildon). Er hatte eine kräftige, dicht mit Warzen bedeckte Knackschere vom Blitzzangentyp, die sich zum Aufbrechen von großen Scaphopodenschalen zweifellos eignete.

Von den Brachyuren fällt zunächst die ausschließlich auf Schlickboden lebende, zu den Froschkrabben gehörige *Ranidina rosaliae* Bittn. ins Auge, die im Tortonschlier von Walbersdorf jagte und eine dort sehr häufige Form ist. Aber ebenso wie viele Mollusken von Walbersdorf in den gleichalterigen Ablagerungen des Tortons nicht oder nur selten auftreten, kommt *Ranidina rosaliae* anderwärts nicht vor und kann also für die Zerbrechungen an den Dentalien der Badener Tone nicht verantwortlich gemacht werden.

Wenig faziesgebunden war hingegen *Calappa heberti* Brocc. Ihre Reste finden sich sehr zahlreich in tonig-mergeligen, sandigen und kalkigen Ablagerungen. Sie zählte zweifellos zu den häufigsten Decapodenformen des Wiener Beckens überhaupt. Glaessner (1928) erwähnt 43 sicher bestimmte Reste von ihr. Daß sie auch die Badener Schlickgründe zu ihrem Jagdgebiet machte, geht einwandfrei aus einem aus 63 Scherenresten bestehenden weiteren Material, welches aus Vöslau stammt (Coll. Th. Fuchs, jetzt Samml. d. nat.-hist. Mus. Wien) und zu welchem sich noch 5 Scherenreste aus Sooß (eigene Sammlung) gesellen, einwandfrei hervor. Dieser Befund stimmt gut mit dem Verhalten der heute noch lebenden nächsten Verwandten dieser Kammkrabbe, der *Calappa lophos*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Herbst aus dem Indik und der mediterran-atlantischen *C. granulata* L. (Abb. 10, Fig. 3), die beide sublitorale Formen sind, überein. Auch bei *C. heberti* sind ebenso wie bei den rezenten Vertretern Propodus und Dactylus außerordentlich kräftig und mit mächtig entwickelten Gelenken versehen. Daß diese intermediäre Scherenform für die Zerbrechung von Scaphopoden in Frage kommt, wurde bereits dargelegt. *C. heberti* steht in erwachsenen Exemplaren denen von *C. granulata* L. (Abb. 10, Fig. 3) nicht nach und wird darum für die Zerbrechungen an den großen Scaphopoden des Wiener Beckens [*Dentalium* (*Fissidentalium*) *badense*, *Dentalium* (*Fissidentalium*) *bouei*, u. a.] in hohem Maße verantwortlich zu machen sein.

Ebensowenig faziesgebunden wie *Calappa* waren die dem heutigen Taschenkrebs verwandten Bogenkrabben *Cancer cf. sismondi* v. Mey. und *C. bittneri* Toula. Beide haben aus den tortonischen Tegel-, Mergel- und Sandablagerungen des Wiener Beckens zahlreiche Reste geliefert. Von *C. cf. sismondi* liegt u. a. ein prachtvoll erhaltener Propodus von 3,5 cm Länge aus Sooß bei Baden in den Sammlungen d. nat.-hist. Mus. Wien, den Glaessner 1924 beschrieben hat, vor. Der mächtige, durch Zähnchenreihen gezierte Propodus zeigt klar den Blitzzangentyp. Die Größe der Knackscheren macht es wahrscheinlich, daß ihr Träger als Verfolger auch großer Scaphopodenarten zu betrachten ist. *C. bittneri* besaß viel kleinere Scheren, aber auch sie stehen dem Blitzzangentyp sehr nahe und wir dürfen auch ihn unter die Jäger kleinerer Scaphopodenformen einreihen.

Sichtet man so die Liste der aus dem Torton des Wiener Beckens bisher bekannten Krebse nach dem Bau der Knackscheren und nach ihrer Faziesgebundenheit in gleicher Art weiter, so ergibt sich, daß in erster Linie folgende Arten[6] als Scaphopodenjäger in Frage kommen:

s *Pterochilus priscus* (Brocc.) Glaess. für Großformen von Scaphopoden

[6] Die Häufigkeitsangaben in der folgenden Liste beziehen sich auf das Auftreten der Formen auf Schlickböden (Tonen), die Angaben bezüglich der Scaphopodengröße auf erwachsene Exemplare der Krebsarten.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

hh *Calappa heberti* Brocc. für Großformen von Scaphopoden
s ? *Cancer sismondi* v. Mey. für Großformen von Scaphopoden
h *Cancer bittneri* Toula für Kleinformen von Scaphopoden
s *Pilumnus sp.* für mittelgroße Formen von Scaphopoden
vielleicht auch noch Jugendformen von:
h *Portunus sp.* für Kleinformen von Scaphopoden
h *Neptunus granulatus* A. M.-Edw. für Kleinformen von Scaphopoden.

Wie die Untersuchungen von Bachmayer (vgl. dieses Heft) erwiesen haben, wären nunmehr auch Paguriden (als typische Träger des Blitzzangentyps) zu berücksichtigen. Allerdings muß abgewartet werden, ob sie auch in der Scaphopoden-Tegelfazies nachgewiesen werden können. Nach den Beobachtungen an heutigen Paguriden zu schließen, ist dies durchaus möglich.

Von allen Krebsen steht *Calappa heberti* Brocc. schon auf Grund seiner Häufigkeit an erster Stelle, muß doch auch erwogen werden, daß Jugendexemplare dieser Art auch kleine Scaphopoden anfallen und aufbrechen konnten.

Wie sich dieser Vorgang speziell bei den Scaphopoden im einzelnen vollzieht, ist unbekannt. Scheint es doch, daß gegenwärtig die Krebse als Scaphopodenjäger sehr unterschätzt werden. Ich habe in der gesamten mir zugänglichen Scaphopodenliteratur keinen Hinweis auf die Bedeutung der Krebse gefunden. Selbst in einer bei aller Kürze so ausgezeichneten Darstellung der Scaphopodenfauna der Nordsee, wie sie Benthem-Jutting 1926 gab, findet man als Feinde der Scaphopoden wohl Raubschnecken und Raubfische sowie Parasiten genannt — aber keine Krebse.

Welche überragende Bedeutung aber den decapoden Krebsen unter den Feinden der Scaphopoden tatsächlich einzuräumen ist, wird am besten durch einige Zahlen aus dem Torton des Wiener Beckens beleuchtet.

Ich beschränke mich darauf, allein an dem mir von zahlreichen Fundpunkten in großen Mengen vorliegenden *Dentalium* (*Laevidentalium*) *jani* Hoern. die Häufigkeit an Exemplaren, die verheilte oder unverheilte Oralrandausbrüche von der oben (S. 305) geschilderten Weise zeigen, in Prozenten aller Exemplare anzugeben.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Vöslau	10,6%	Ton	Forchtenau	100%	Mehlsand
Sooß	5 %	Ton	Jaromerzic	100%	Mehlsand
Neudorf	66 %	Mergel	Drnowitz	30%	Mergel
Lissitz	50 %	Mergel	Wiesen	100%	Mehlsand
Rudelsdorf	25 %	Mergel	Niederleis	75%	Mehlsand
Steinabrunn	25 %	Mergel			

Diese Zahlen zeigen, daß an zahlreichen Fundorten der Tätigkeit der Krebse eine derartig große Bedeutung zukommt, daß manchmal kaum ein einziges Dentalium aufgefunden werden kann, das nicht einem Krebs früher oder später zum Opfer gefallen wäre. Freilich glückte der Überfall des Räubers nicht immer. Die Scaphopoden können sich tief in ihre Röhre zurückziehen, und wenn der dünne Oralrand durch den Krebs weggebrochen worden war, ohne daß dieser dadurch das Weichtier zu fassen bekam, so ließ er oftmals das angebrochene Gehäuse wieder fahren, sei es, weil er die folgenden dickeren Schalenteile nicht bewältigen konnte oder weil er anderwärts müheloser Nahrung zu erwerben hoffte. Der Röhrenbewohner grub sich dann, als er sich vom Feind befreit fühlte, wieder eiligst in den schützenden dunklen Schlamm des Meeresbodens ein, und während von ihm ein nur wenige Millimeter kurzes Endchen des Apex zu sehen war, regenerierte er den Schalenausbruch und zog weiter seine Bahn durch die nährstoffreichen Schlickböden, bis er nach oft gar nicht langer Zeit wieder von einem Krebs angegriffen wurde und ihm diesmal vielleicht zum Opfer fiel.

Bei der statistischen Bearbeitung der Fundorte sprang die Abhängigkeit der Häufigkeit angebrochener Scaphopodenschalen vom Sediment sofort ins Auge. Man ersieht aus der vorstehenden Tabelle, daß die Zahl der durch Krebse verursachten Schalenausbrüche in rein tonigem Sediment am geringsten (meist unter 10%), in Mehlsanden dagegen am größten (bis 100%) ist. Dieses Verhältnis stimmt genau mit der Häufigkeit der Krebse auf den einzelnen Meeresbodenarten überein. Das Hauptjagdgebiet der weitaus meisten Krebse sind die litoralen Sandgründe, dann folgen die Mergelschlick-Fazies und in großem Abstand die Tonschlammböden. Für die Mehl- und Feinsandfazies ist auch das Mitwirken ausgesprochen litoraler Formen nicht auszuschließen. Von ihnen ver-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

fügten manche, wie z. B. *Callianassa norica*, über Knackscheren von ausgesprochenem Blitzzangentyp. Diese Häufigkeitsverteilung der Mundrandausbrüche an Scaphopodenschalen darf demnach als Bestätigung dafür angesehen werden, daß die Urheber der Schalenverletzungen tatsächlich Krebse, und zwar in erster Linie Krabben, waren.

Zusammenfassung

Es werden Ausbrüche am Oralrand von Scaphopodenschalen beschrieben. Experimente und Überlegungen erweisen, daß diese Ausbrüche nicht mechanisch durch Meeresströmungen usw. entstanden sein können. Aus der Art der Ausbrüche wird auf Krebse als Urheber geschlossen. Genauere Untersuchung der Brüche erweist eine besondere Scherentechnik, welcher bestimmte Krebsscherentypen entsprechen müssen. An Hand dieses Kriteriums und anderer Gesichtspunkte werden aus der Decapodenfauna des Wiener Tortons die als Scaphopodenjäger in Frage kommenden Arten (vorwiegend Krabben) eliminiert. Auf die Frage der Häufigkeit der Schalenausbrüche und der überragenden biologischen Bedeutung der Krebse als Feinde der Scaphopoden wird eingegangen.

Herrn Prof. Dr. F. Trauth und Herrn Dr. O. Kühn von der geologischen Abteilung des naturhistorischen Museums in Wien, welche mir die reichen Sammlungen an Material und Literatur dieser Abteilung zugänglich machten, gehört mein tiefster Dank. Nicht minder bin ich Herrn Professor Dr. R. Strouhal von der zoologischen Abteilung des naturhistorischen Museums in Wien, der mich in Vergleichsmaterial und Literatur seiner Abteilung Einblick nehmen ließ, zu Dank verpflichtet.

Literatur

Balss, H. 1940. Decapoden in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Leipzig.

Benthem-Jutting, T. v. 1926. Scaphopoden in: Grimpe und Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. IX.

Ehrenberg, K. 1931. Über Lebensspuren von Einsiedlerkrebsen. Palaeobiologica, Bd. IV, Wien.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Glaessner, M. 1924. Über eine miozäne Krabbe und die Brachyurenfauna des Wiener Beckens. Verhandlungen der Geol. B.-Anst. Wien, Nr. VI.

— 1928. Die Decapodenfauna des österreichischen Jungtertiärs. Jahrbuch der Geol. B.-Anst. Wien, Bd. LXXVIII.

Milne-Edwards et E. L. Bouvier. 1885—1893. Description des Crustacés de la famille des Paguriens, receullis pendant l'expédition. ("Blake"-reports). Mem. of the museum of comparative zoology at Harvard College, vol. XIV, Cambridge, USA.

Pesta, O. 1918. Die Decapodenfauna der Adria, Leipzig-Wien.

Pilsbry and Sharp. 1897/1898. Scaphopoda in: Tyron's manual of Conchology, vol. XVII, Philadelphia.

Pratje, Stiny. Zusammenstellungen der Untersuchungen beider Autoren über die Abhängigkeit von Korngröße und Wasserströmung. Manuskript, ausgegeben von der Meeresgeol. Forschungsst. Kiel-Kitzeberg als Arbeitsunterlage für die Stationsleiter dieses Institutes (1939).

Schellenberg, A. 1928. Decapoda, Zehnfüßer in: F. Dahl, Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, 10. Teil, II, Jena.

Walther, J. 1910. Die Sedimente der Taubenbank im Golf von Neapel, Anhang zu den Abhandlungen d. k. Preuß. Akad. d. Wiss., Berlin.